

УДК 502.1: 519.8

РАЗМЕЩЕНИЕ ОСОБЕЙ СИБИРСКОГО ШЕЛКОПРЯДА В ГРАНИЦАХ ОЧАГОВ ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Ю. Д. Иванова¹, А. В. Ковалев²

¹ Институт биофизики – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50

² Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»
660036, Красноярск, Академгородок, 50

E-mail: lulja@yandex.ru, sunhi.prime@gmail.com

Поступила в редакцию 14.05.2021 г.

Описаны закономерности микро- и макропространственного распределения особей популяций сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.) во время вспышки массового размножения. Рассмотрена модель распределения особей этого вида по кормовым деревьям на пробных площадях, а дополнительно – модель многолетней пространственной динамики очагов популяции насекомых-вредителей и изучена форма поврежденных им площадей. Для оценки микропространственного распределения особей на территории показана пространственная динамика размещения гусениц вредителя на деревьях на разных фазах градации популяции. Для описания распределения насекомых по деревьям на пробных площадях предложена модель – аналог модели фазовых переходов второго рода в физических системах. Для описания «движения» границ очага массового размножения насекомых-вредителей рассмотрена модель «вязких пальцев» и вычислены фрактальные характеристики границ очагов. Представлены фрактальные оценки размерности границы очага для расчета соотношения плотностей популяции и времени освоения кормового объекта, а также для оценки характера дальнейшего развития очага. Рассмотренные модели верифицированы по материалам различных авторов с использованием данных учетов численности сибирского шелкопряда и заселенности деревьев в очагах его массового размножения и дистанционных данных по площадям и форме очагов. Приведены материалы учетов и дистанционных наблюдений предложенных моделей для оценки критических характеристик плотности популяций и формы очагов массового размножения вредителей на разных фазах градации популяции.

Ключевые слова: насекомые, массовое размножение, фрактальная размерность, модель фазового перехода второго рода.

DOI: 10.15372/SJFS20210505

ВВЕДЕНИЕ

Сибирский шелкопряд (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.) относится к одним из наиболее опасных вредителей таежных лесов (Болдаруев, 1969; Исаев и др., 1984, 2001; Эпова, 1999; Юрченко, Турова, 2007; Михайлов, Сумина, 2012). Значительные риски повреждения таежных лесов в ходе вспышек массового размножения этого вида требуют детального исследования его биологии, экологии и динамики численности. Для этого изучались морфология вида, влияние климатических факторов на возникновение и

развитие вспышки массового размножения, воздействие паразитов, потребление корма и другие особенности биологии сибирского шелкопряда (Болдаруев, 1969; Кондаков, 1974; Баранчиков и др., 2002; Ли, Захариассен, 2006; Кириченко, Баранчиков, 2007; Федотова и др., 2007; Юрченко, Турова, 2007; Им и др., 2008; Чикидов, 2009; Колтунов, Ермаков, 2013; Li, Zachariassen, 2006; Kirichenko, Baranchikov, 2007). Однако к основным показателям состояния популяций сибирского шелкопряда относятся плотность популяции и пространственное распределение особей вида на территории.

Традиционно динамика популяций изучается с помощью точечных моделей, т. е. моделей, рассматривающих популяцию в максимально агрегированном виде, когда учитывается только суммарная численность популяции и не учитывается распределение особей по территории очага. Так, для популяции сибирского шелкопряда ранее были предложены точечные модели динамики численности (Суховольский и др., 2005; Никитина, 2006; Sukhovolsky et al., 2005).

В случаях, когда речь идет о стабильно разреженной популяции и статическом пространственном распределении популяций, обычно ограничиваются анализом типа пространственного распределения, выделяя случайный, равномерный и агрегативный тип пространственного распределения. При этом для количественной оценки пространственного распределения используют многочисленные индексы агрегации (Песенко, 1982). Если же при изменении характера взаимодействия пространственная структура популяции изменяется, то нужно говорить о пространственной динамике популяций (Свирижев, 1987). В данном случае основная задача – анализ и моделирование динамики перемещения особей популяции в пространстве в зависимости от особенностей взаимодействий с кормом, конкурентами, паразитами и хищниками.

Распределение популяции по ареалу ее обитания предполагается однородным либо принимается гипотеза полного перемешивания – предположение о том, что за время своей жизни каждая особь успевает побывать во всех точках ареала (Базыкин, 1985). При этом считается, что перемещение особей по ареалу носит преимущественно случайный характер (Исаев и др., 1984).

В природных условиях достаточно сложно определить, какая же реально территория занята особями данной популяции. Исключением является ситуация, когда в процессе развития вспышки массового размножения насекомые интенсивно повреждают кормовые растения. В данном случае пространственная структура популяции может быть определена по степени повреждения древесных растений и по площади очагов массового размножения насекомых. В связи с этим значительная часть работ по моделированию пространственной динамики популяций связана с изучением распространения насекомых в ходе вспышки массового размножения и развитием очагов массового размножения.

Известно, что коэффициент размножения многих видов животных, в частности насеко-

мых, немонотонно зависит от плотности популяции (Исаев и др., 2001). При этом существует некоторое значение плотности, обеспечивающее максимальное значение локального коэффициента размножения. Это значение часто называют плотностью Олли (Исаев и др. 1984). Можно предположить, что популяции выгодно поддерживать свою плотность близкой к плотности Олли, соответствующим образом организуя миграционные потоки.

Для анализа развития очагов массового размножения данного вида необходимо понимание пространственной структуры популяции и ее изменения в процессе развития вспышки массового размножения. Однако такие «классические» модели пространственного распределения особей в популяции, как модель Колмогорова – Петровского – Пискунова (Колмогоров и др., 1937), не описывают изменение динамики размещения особей в пространстве в ходе развития вспышки.

В процессе развития вспышки массового размножения лесных насекомых наблюдаются очаги различных типов – первичные, в границах которых и произошло увеличение численности популяции вредителей, а также – вторичные очаги, развитие которых связано с локальным перемещением особей в насаждении (Кондаков, 1974; Исаев и др., 2001). Миграционные очаги обычно расположены достаточно далеко от первичных и возникают при массовых миграциях особей вредителей на стадии имаго. При этом предполагается, что особи в популяции вредителя на преимагинальных стадиях сезонного развития относительно малоподвижны и только на стадии имаго насекомые могут передвигаться на значительные расстояния. Совокупность первичного, вторичных и миграционных очагов образует несвязный очаг массового размножения вида, характеризуемый некоторой суммарной площадью.

Рассматривая пространственную структуру популяции, можно выделить три типа распределения особей:

- микропространственное, характеризующее размещение особей в пределах пробной площади на кормовых объектах (например, деревьях, или учетных площадках);

- макропространственное, характеризующее развитие очага массового размножения популяции на территории;

- мегапространственное, описывающие ареал вида.

В настоящей работе рассмотрены модели, описывающие микро- и макропространственное распределение особей популяций сибирского шелкопряда в ходе вспышки его массового размножения. Объектами исследования стали модели распределения особей сибирского шелкопряда по кормовым деревьям на пробных площадях и многолетней пространственной динамики очагов популяции насекомых-вредителей, а также форма поврежденных сибирским шелкопрядом площадей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Построение и верификация моделей основаны на данных учетов численности сибирского шелкопряда и заселенности деревьев в очагах его массового размножения и на дистанционных данных по площадям и форме очагов. Для расчетов использовались материалы исследований В. О. Болдаруева (1969) и Ю. П. Кондакова (1974), а также данные, полученные при околотке модельных деревьев на пробных площадях в районах Красноярского края в ходе вспышки массового размножения сибирского шелкопряда в 2015–2019 гг. Характеристики учетов получали по показателям средней плотности гусениц X в расчете на одно дерево и доли A деревьев, на которых были обнаружены насекомые.

При анализе микропространственного распределения гусениц на деревьях в очагах на разных фазах градации была использована модель распределения особей на кормовых деревьях как фазового перехода второго рода (Суховольский и др., 2005, 2008; Sukhovolsky et al., 2005; Isaev et al., 2017), согласно которой связь между квадратом доли незаселенных деревьев $q^2 = (1 - A)^2$ и средней плотностью популяции выражается следующим образом:

$$q^2 = \begin{cases} 0, & X \geq X_c, \\ a - bX, & 0 \leq X < X_c, \end{cases} \quad (1)$$

где $X_c = \frac{a}{b}$ – критическая плотность популяции, при достижении которой все деревья оказываются освоенными насекомыми; a, b – некоторые константы; $b = \frac{\partial(q^2)}{\partial X}$ – восприимчивость заселения деревьев к изменению плотности популяции.

Если распределение особей по деревьям случайное и описывается пуассоновской моделью, то доля q_p деревьев, на которых не встречаются

насекомые, зависит от плотности популяции X и описывается уравнением

$$q_p = \exp(-X). \quad (2)$$

Если распределение особей по деревьям групповое, то в этом случае $q^2(X) < (q_p(X))^2$.

Макропространственные процессы, происходящие в ходе роста очага, включают рост существующего очага и появление новых связанных поврежденных участков леса, а также новых несвязанных вторичных очагов (островов) и возникновение очага массового размножения с фрактальной размерностью D .

Технология измерения площади очага массового размножения насекомых по дистанционным данным в настоящее время достаточно хорошо разработана. Однако для выбора оптимальной стратегии борьбы необходим прогноз развития очага: скорость роста площади поврежденной зоны, изменение пространственной структуры очага, возможность появления вторичных несвязанных очагов.

На малых характерных временах, когда рост очага можно считать стационарным процессом, характер взаимодействия насекомых с лесом в ходе развития очага можно оценить, используя модель «вязких пальцев» и экологический аналог модели Дарси (Шредер, 2001; Эбелинг, 2004; Суховольский и др., 2008):

$$U(x, y) = -\frac{b^2}{12\eta} \nabla p(x, y), \quad (3)$$

где $U(x, y)$ – скорость движения фронта; η – «вязкость» среды; $p(x, y)$ – «давление» популяции на насаждение; b – константа.

Показатель «вязкости» может характеризовать величину, пропорциональную времени, необходимому для освоения кормового растения в очаге и вне его (если устойчивость кормового растения к насекомым велика, то время освоения большое, если устойчивость мала, то и время освоения мало), «давление» – отношение плотностей насекомых в очаге и вне его.

Модель «вязких пальцев» (Суховольский и др., 2008) использовалась для описания движения границы очага массового размножения такого относительно малоподвижного вида, как непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* (Linnaeus)) в Северной Америке на территории восточных штатов США от канадско-американской границы до Аппалачей (Liebhold et al., 1993; Sharov et al., 1995). Имаго этого насекомого обладает низкими летными способностями и в связи с

этим фронт очага массового размножения перемещается в пространстве со скоростью несколько десятков километров в год. Такие характеристики позволяют рассмотреть перемещение границы очага в рамках модели «вязких пальцев».

Существует два основных режима распространения фронта очага вспышки массового размножения (Суховольский и др., 2008). При большой «вязкости» и малом давлении («спящий» очаг) однократное измерение формы очага будет характеризоваться фрактальным размером его границы, близким к 1, и отсутствием «вязких пальцев». При малой «вязкости» и высоком давлении (агрессивный вид) фрактальная размерность границы раздела будет существенно больше 1, и эта граница будет иметь большое число выступов.

Таким образом, оценив фрактальную размерность границы очага, можно рассчитать соотношение плотностей популяции и времени освоения кормового объекта, а по фрактальной размерности границы раздела очага и неповрежденного леса можно оценить характер дальнейшего развития очага.

По однократному измерению структуры границ очага можно попытаться оценить фрактальную размерность очага и риск его дальнейшего развития. В частности, по данным спутниковых наблюдений возможно оценить площадь очага S и длину L его границ и их отношение $\rho = \frac{L}{\sqrt{S}}$.

Если очаг имеет форму круга, то отношение ρ_0 L к S можно выразить следующим уравнением:

$$\rho_0 = \frac{L_0}{\sqrt{S}} = \frac{2\pi r_0}{\sqrt{\pi r_0^2}} = 2\sqrt{\pi}. \quad (4)$$

При отклонении формы очага от круговой, индекс D фрактальной размерности можно вычислить как $D = \frac{\rho}{\rho_0}$. Если форма очага близка к

круговой, то $D \rightarrow 1$. Чем больше значение D , тем сильнее форма очага отклоняется от идеальной круговой.

Будем полагать, что при общей площади насаждений S_0 площадь S ($S \leq S_0$) насаждений, в которых встречаются насекомые, изменяется в ходе вспышки массового размножения. При этом территория площадью U может быть недоступна вследствие изъятия кормовых ресурсов насекомыми, а характерное время τ_1 изменений площадей насаждений, в которых существуют насекомые, существенно меньше характерного времени τ изменения состояния непригод-

ных для существования насекомых насаждений ($\varepsilon = \tau_1/\tau_2 \ll 1$). Обозначим как $W = U/Z$ долю насаждений, не приемлемых в качестве корма для насекомых ($0 \leq W \leq 1$); и как $Z = \frac{W}{1-W}$ – нормированную долю непригодных для жизни насекомых насаждений ($0 \leq Z \leq \infty$).

При этих условиях динамику величин S и Z будем описывать следующей системой уравнений:

$$\begin{cases} \varepsilon \frac{dS}{dt} = kS(S_0 - S)(S - B) - mSZ + \alpha, \\ \frac{dZ}{dt} = aX - bZ + c, \end{cases} \quad (5)$$

где k, B, m, α, a, b, c – константы.

При отсутствии на территории непригодных для заселения насекомых лесов $W = 0$ и $Z = 0$. При очень высокой доле лесов, поврежденных насекомыми и непригодных для их дальнейшего существования, $W \rightarrow 1$ и величина $Z \rightarrow \infty$.

Система (5) используется для описания поведения различных биологических систем, в которых регуляция одного из компонентов другим компонентом сильно инерционна. В частности, модель (5) (так называемая модель Фитц Хью – Нагумо) описывает возбуждение мембран нейронов (Анищенко и др., 2003).

Стационарные состояния системы (5), когда $\frac{dX}{dt} = \frac{dZ}{dt} = 0$ можно характеризовать нуль-

изоклинами $\left(\frac{dX}{dt} = 0, \frac{dZ}{dt} = 0 \right)$:

$$\begin{cases} Z = \frac{k}{m}(S_0 - S)(S - B) + \frac{\alpha}{ms}, \end{cases} \quad (6.1)$$

$$\begin{cases} Z = \frac{a}{b}S + \frac{c}{b}, \end{cases} \quad (6.2)$$

Точка пересечения нуль-изоклин на рис. 1 соответствует устойчивому состоянию лесной территории, в которой насекомые встречаются на относительно больших площадях площадью S_1 , и нормированная доля непригодных для существования насекомых лесов равна Z_1 .

При улучшении состояния насаждений, когда площади, занимаемые насекомыми, растут свыше площади S_1 , но менее критической площади S_c , система возвращается в состояние (X_1, Z_1) . Если же площадь, занимаемая популяцией фитофага, превысит критическое значение S_c , популяция быстро переходит в состояние с

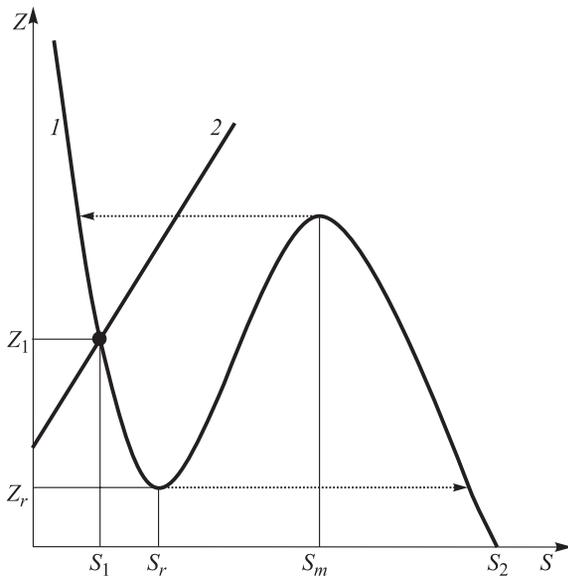


Рис. 1. «Нуль-изоклины» модели (5).

1 – уравнения (6.1); 2 – уравнения (6.2).

высокой плотностью и расселяется на территории S_2 при сохранении значения $Z = Z_1$. Однако точка S_2 не является устойчивой, и система будет «дрейфовать», постепенно повреждая лес и уменьшая доступную для заселения площадь, но значительно увеличивая площади поврежденных и непригодных для питания насекомыми насаждений. Затем при достижении поврежденной площади S_m происходит резкое уменьшение действующего очага массового размножения и последующее медленное (возможно в течение десятков лет) возвращение в стабильно разреженное состояние (X_1, Z_1).

Для такой системы (5) можно использовать следующую классификацию стадий изменений площадей очагов массового размножения:

1. Стабильно разреженное состояние и отсутствие выраженного очага массового размножения: $S = S_1, Z = Z_1$; в этом состоянии вследствие колебания величин плотности популяции фитофага происходят колебания значений X_1 и W_1 .

2. Фаза возникновения очага: в этом случае $S > X_r, W < W_1$; в этой ситуации площади лесов, занимаемые популяций насекомых, быстро нарастают.

3. Фаза максимума вспышки: площади лесов, занимаемых популяцией фитофага $S \rightarrow S_2$; нормированная доля поврежденных лесов Z медленно нарастает и достигает своего максимального уровня в ходе реализации вспышка массового размножения фитофага.

4. Фаза разреживания: площадь, занимаемая популяцией фитофага, уменьшается, доля поврежденных лесов Z продолжает нарастать.

5. Фаза депрессии: S резко уменьшается и территория, занимаемая популяцией фитофага, становится меньше величины S_1 ; при этом начинается постепенное восстановление поврежденных насаждений.

6. Фаза восстановления состояния лесов при поддержании в стабильном состоянии площадей ареала популяции фитофага: $S \rightarrow S_1, Z \rightarrow Z_1$; популяция фитофага выходит из состояния депрессии, переходит в стабильно разреженное состояние, занимаемая ею территория возрастает и стремится к величине S_1 ; доля непригодных для существования насекомых лесов также стремится к устойчивому значению Z_1 .

Использование дистанционных данных дает возможность оценить площадь S_d поврежденных лесов. В этом случае площадь $S(i)$, заселенная вредителями в год i , можно оценить по разности поврежденных лесов в годы $(i + 1)$ и i :

$$S(i) = S_d(i + 1) - S_d(i). \quad (7)$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение насекомых по деревьям в процессе развития очага массового размножения изменяется от ситуации в стабильно разреженном состоянии, когда плотность популяции очень низка, почти все деревья не заселены и $q \rightarrow 1$, и до ситуации, когда плотность популяции настолько высока, что все деревья на пробной площади населены и $q = 0$. Для описания связи между плотностью популяции X и заселенностью деревьев в насаждении нами использована модель (1). Для расчетов использованы данные по абсолютной и относительной заселенностям сибирского шелкопряда, приведенные в работах В. О. Болдаруева (1969) и Ю. П. Кондакова (1974), и данные учетов Центра защиты леса Красноярского края в ходе вспышки массового размножения в разных лесничествах на территории Енисейского района Красноярского края (рис. 2–4).

Как видно из рис. 2–4, распределение гусениц сибирского шелкопряда по деревьям на пробных площадях на разных фазах градации при различной плотности популяции очень хорошо описывается уравнением (1). Этот тип распределения отличается от случайного распределения, описываемого уравнением (2). На рис. 5 приведена разность между квадратом параметра

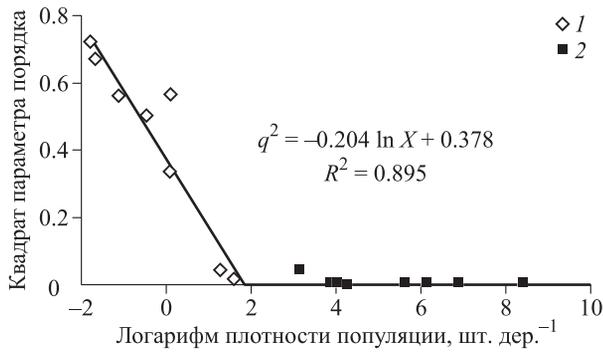


Рис. 2. Связь между квадратом доли неповрежденных деревьев q^2 и логарифмом плотности X популяций сибирского шелкопряда в очагах массового размножения в 1953–1969 гг. (Кондаков, 1974).

Плотности популяции: 1 – ниже критической плотности освоения X_c , 2 – выше критической плотности освоения X_c .

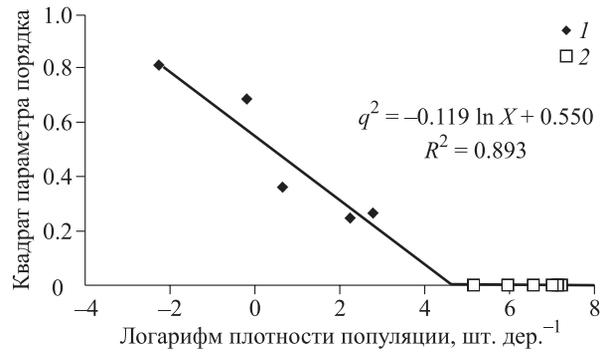


Рис. 3. Связь между квадратом доли неповрежденных деревьев q^2 и логарифмом плотности X популяций сибирского шелкопряда в очагах массового размножения на территории Красноярского края в 2017 г.

Плотности популяции: 1 – ниже критической плотности освоения X_c , 2 – выше критической плотности освоения X_c .

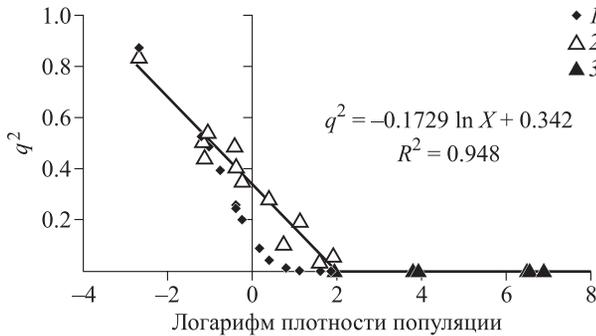


Рис. 4. Связь квадрата доли незаселенных деревьев на пробных площадях и логарифма плотности популяции в очагах массового размножения сибирского шелкопряда на территории Восточной Сибири (Болдаруев, 1969).

1 – пуассоновские распределение; пробные площади: 2 – с неполным заселением деревьев насекомыми, 3 – полностью заселенные насекомыми.

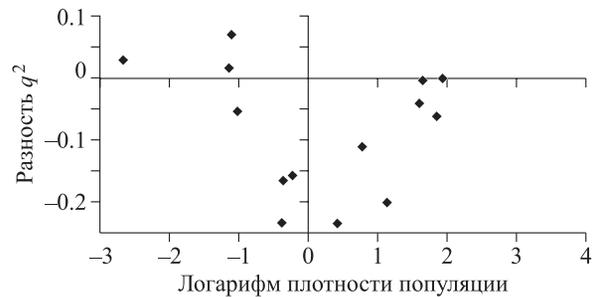


Рис. 5. Разность между пуассоновской моделью распределения гусениц по деревьям и моделью фазового перехода второго рода.

порядка q^2 и расчетным значением $(q_p)^2$ при пуассоновском распределении особей по деревьям.

Таким образом, при увеличении плотности популяции сибирского шелкопряда распределение гусениц по деревьям начинает отклоняться от случайного и особи группируются лишь на части деревьев. Такое поведение можно рассматривать с точки зрения увеличения воздействия насекомых на осваиваемые деревья. При этом

критическая плотность популяции, по достижению которой все деревья оказываются освоенными насекомыми, для разных фаз вспышек различается (табл. 1).

На рис. 6 приведены картированные данные по выделенным насаждениям, поврежденным в 2015, 2016 гг. в ходе вспышки сибирского шелкопряда на территории Енисейского района Красноярского края.

Таблица 1. Параметры модели распределения гусениц по деревьям на разных фазах градации сибирского шелкопряда в различных темнохвойных насаждениях

Местоположение очага, фаза градации	Годы	Источник данных	a	b	R^2	X_c , гусениц дерево ⁻¹
Темнохвойные леса Приангарья	1953–1969	Кондаков, 1974	0.378	0.204	0.895	6.4
Шебертуйская резервация (Бурятия)	1961–1966	Болдаруев, 1969	0.325	0.17	0.915	6.8
Енисейский район, максимум вспышки	2017		0.55	0.119	0.893	101.7
Усть-Ангарский лесхоз, депрессия	1958–1959	Кондаков, 1974	0.164	0.302	0.988	1.72

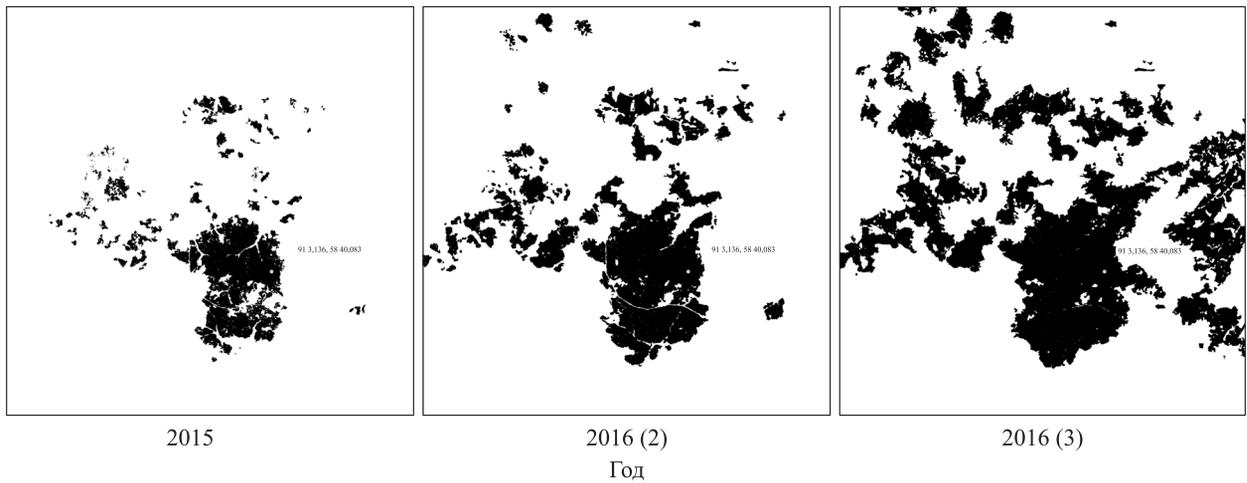


Рис. 6. Поврежденные сибирским шелкопрядом площади на части территории Енисейского района Красноярского края.

Очаг сибирского шелкопряда несвязан и состоит из большого числа (свыше 200) микроочагов с разной площадью повреждений. На рис. 7 приведены функции распределения очагов по площадям в 2015 и 2016 гг.

На рис. 7 показано, что в 2016 г. число микроочагов с площадями меньше $S_{\min} = \exp(2)$ существенно уменьшилось и, напротив, доля микроочагов с площадью $S_{\max} > \exp(7)$ возросла. Это указывает на то, что в очагах как с малыми площадями, так и с большими в течение 2016 г. шло интенсивное повреждение деревьев. Для каждого поврежденного i -го микроочага в пределах общего несвязного очага массового размножения определялись его площадь S и индекс фрактальной размерности D границ очагов. Связь между $\ln S(i)$ и $\ln D(i)$ описывается линейным уравнением

$$\ln D(i) = G + J \ln S(i), \quad (8)$$

где G и J – константы.

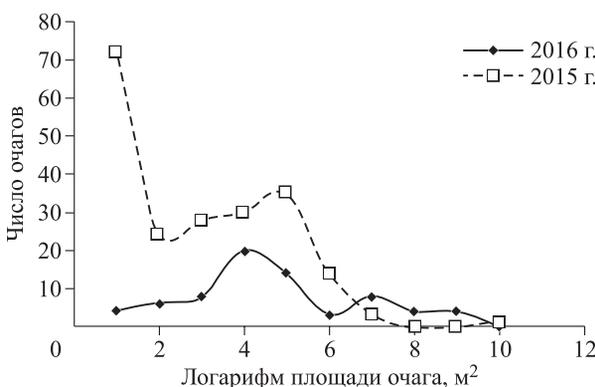


Рис. 7. Распределение очагов по логарифмам площадей в ходе развития вспышки (2015 и 2016 гг.).

На рис. 8 отражена в двойных логарифмических координатах связь между D и S для очагов на выделенной территории Енисейского района Красноярского края в 2016 г.

Как видно из рис. 8 и табл. 2, связь между логарифмами D и S очень хорошо описывается линейным уравнением.

Для всех лет значения коэффициентов детерминации R^2 уравнения (8) не менее 0.86. Это указывает на то, что уравнение (8) учитывает не менее 89 % дисперсии значений $\ln D(i)$. Коэффициенты G и J уравнения (8) значимы на уровне не ниже 10^{-6} . Существуют значимые различия между коэффициентами J уравнений (8) для 2015 и 2016 гг., т. е. рост очагов в 2015 г. по сравнению с ростом одинаковых по площади очагов в 2016 г. сопровождается большей фрагментацией их границ.

Если $\ln D \rightarrow 0$, то фрактальная размерность границ очага $D \rightarrow 1$. Как видно из рис. 8 и статистических характеристик уравнений (8) в табл. 2 для очагов в разные годы, при малых

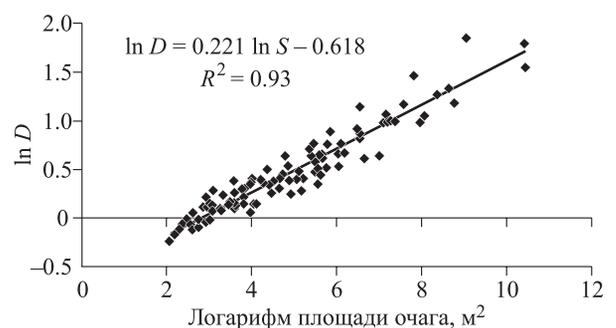


Рис. 8. Связь между логарифмами индексов фрактальной размерности D границ поврежденных участков и логарифмами площадей S очагов в Енисейском районе Красноярского края в 2016 г.

Таблица 2. Статистические характеристики уравнения (8) для разных лет

Год	Переменные	Значения	Стандартная ошибка	t-тест	p-значение
2016 (3)	G	-0.867	0.071	-12.21	10^{-6}
	J	0.256	0.012	20.53	10^{-6}
	R^2	0.86			
	F-тест Фишера	421.7			
2016 (2)	G	-0.661	0.029	22.90	10^{-6}
	J	0.229	0.006	38.46	10^{-6}
	R^2	0.925			
	F-тест Фишера	1478.9			
2015	G	-1.14	0.018	-62.46	10^{-6}
	J	0.868	0.005	161.32	10^{-6}
	R^2	0.992			
	F-тест Фишера	26024.9			

площадь очагов их формы близки к круговой, с увеличением площади очага фрактальность границ возрастает. С точки зрения модели «вязких пальцев», при фрактальной размерности границы очага, существенно большей 1, эта граница будет иметь большое число выступов, что характерно для очага агрессивного вида. Очаги с малой площадью, характеризующиеся отсутствием «вязких пальцев», можно рассматривать как «спящие» и риск расширения их невелик.

Исходя из уравнения (5), можно представить динамику повреждения насаждений насекомыми-вредителями (рис. 9).

Согласно модели (5), между освоением насаждения насекомыми и повреждением деревьев имеется временной лаг. На его существование ранее указывали А. С. Исаев и Р. Г. Хлебопрос (1977). В стабильно разреженном состоянии территория S_1 , занимаемая популяцией, достаточно невелика. При этом значительные площади U_1 лесов недоступны для освоения их вредителями в силу либо высокой устойчивости насаждений к нападению вредителей, либо неприемлемости кормовых ресурсов для потребления (Киричен-

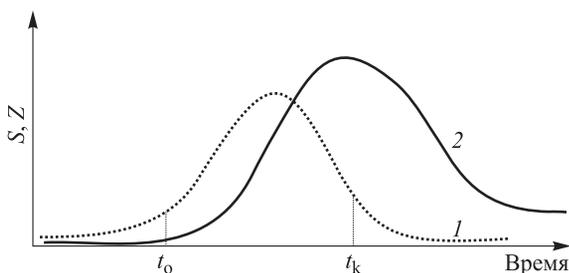


Рис. 9. Изменение согласно уравнению (5) площадей осваиваемых насаждений.

$1 - S(t)$; $2 - Z(t)$; t_0 и t_k – моменты возникновения очага и «коллапса» зоны вспышки массового размножения.

ко, Баранчиков, 2007; Kirichenko, Baranchikov, 2007). При малых флуктуациях плотности популяции и, следовательно, флуктуаций площади S_1 , заселенной насекомыми, и флуктуаций доступной для заселения территории U_1 , наличие отрицательных обратных связей возвращает систему к стационарному состоянию (S_1, U_1). Для сибирского шелкопряда площадь резервации, занимаемой видом на территории, составляет десятки гектар (Болдаруев, 1969). Вспышка начинается по достижению критической территории первичного очага S_c . При этом между началом расселения вредителя, повреждением и гибелью насаждений имеется временной лаг. С развитием очага размеры поврежденных площадей лесов возрастают, а доступная для заселения территория уменьшается. По достижению критической площади очага S_t происходит «коллапс» очага, и затем в течение длительного времени идет восстановление насаждений и возвращение системы к первоначальному устойчивому состоянию (S_1, U_1).

В конце 2015 г. общая площадь поврежденных насаждений на выделенной территории Енисейского района Красноярского края составила 453 825 м², в конце 2016 г. – 901 100 м². Из (7) можно вычислить площадь, освоенную сибирским шелкопрядом в 2016 г. – 447 275 м².

Использование данных дистанционного зондирования и оценка площадей поврежденных насаждений открывает возможность верификации модели (5) и расчета динамики развития очагов. По всей видимости, параметры модели (5) будут определяться как видом насекомых-вредителей, породой кормовых древесных растений, и возможно, влиянием внешних факторов, таких как погодные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ динамики развития очагов в ходе вспышки массового размножения сибирского шелкопряда позволяет ввести для описания очагов достаточно простые модели, ранее использованные для описания различных физических и биофизических процессов. Пригодность таких моделей для описания хода вспышек массового размножения указывает на общность процессов, происходящих в различных сложных системах, и позволяет обобщить закономерности динамических процессов в различных системах. Для описания процессов развития очагов массового размножения лесных насекомых в предлагаемых моделях используются переменные, значения которых можно определить при наземных и дистанционных исследованиях. Такие измерения открывают возможность прогноза развития очагов и оценки рисков воздействия насекомых на лесные экосистемы.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ и Красноярского краевого фонда науки и Правительства Красноярского края (грант № 19-44-240003).

Авторы благодарят Центр защиты леса Красноярского края (директор В. В. Солдатов) за предоставление данных учетов вредителя в очагах его массового размножения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
(REFERENCES)

- Анищенко В. С., Астахов В. В., Вадивасова Т. Е., Нейман А. Б., Стрелкова Г. И., Шиманский-Гайер Л. Нелинейные эффекты в хаотических и стохастических системах. М., Ижевск: ИКИ, 2003. 544 с. [Anishchenko V. S., Astakhov V. V., Vadivasova T. E., Neyman A. B., Strelkova G. I., Shimanskiy-Gayer L. Nelineynye efekty v khaoticheskikh i stokhasticheskikh sistemakh (Nonlinear effects in chaotic and stochastic systems). Moscow, Izhevsk: IKI, 2003. 544 p. (in Russian)].
- Базыкин А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 181 с. [Bazykin A. D. Matematicheskaya biofizika vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy (Mathematical biophysics of interacting populations). Moscow: Nauka (Science), 1985. 181 p. (in Russian)].
- Баранчиков Ю. Н., Перевозникова В. Д., Кондаков Ю. П., Кириченко Н. И. Зоогенный вклад в эмиссии углерода в очагах массового размножения сибирского шелкопряда // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 117–123 [Baranchikov Yu. N., Perevoznikova V. D., Kondakov Yu. P., Kirichenko N. I. Zoogeny vklad v emissii ugleroda v ochagakh massovogo razmnozheniya sibirskogo shelkopyrada (Zoogenic contribution to carbon emissions in the centers of mass reproduction of the Siberian silkworm) // Lesnye ekosistemy Yeniseyskogo meridiana (Forest ecosystems of Yenisei meridian). Novosibirsk: Izd-vo SO RAN (Sib. Br. Rus. Acad. Sci. Publ.), 2002. P. 117–123 (in Russian)].
- Болдаруев В. О. Динамика численности сибирского шелкопряда и его паразитов. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1969. 164 с. [Boldaruev V. O. Dinamika chislennosti sibirskogo shelkopyrada i ego parazitov (Population dynamics of the Siberian silkworm and its parasites). Ulan-Ude: Buryat. kn. izd-vo (Buryat Book. Publ.), 1969. 164 p. (in Russian)].
- Им С. Т., Федотова Е. В., Харук В. И. Спектрометрическая космосъемка в анализе зоны вспышки массового размножения сибирского шелкопряда // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Техн. и технол. 2008. Т. 1. № 4. С. 346–358 [Im S. T., Fedotova Ye. V., Kharuk V. I. Spektrometriческая kosmosyemka v analize zony vspyshki massovogo razmnozheniya sibirskogo shelkopyrada (Spectroradiometer data in Siberian silkworm outbreak zone analysis) // Zhurn. Sib. fed. un-ta. Ser. Tekhn. i tekhnol. (J. Sib. Fed. Univ. Ser. Engineer. & Technol.). 2008. V. 1. N. 4. P. 346–358 (in Russian with English abstract)].
- Исаев А. С., Хлебопрос П. Г. Эффекты запаздывания в регуляции численности лесных насекомых // Докл. АН СССР. 1977. Т. 232. Вып. 6. С. 1448–1451 [Isaev A. S., Khlebopros R. G. Effekty zapazdyvaniya v regulyatsii chislennosti lesnykh nasekomykh (Delay effects in the regulation of the number of forest insects) // Dokl. AN SSSR (Proc. USSR Acad. Sci.). 1977. V. 232. Iss. 6. P. 1448–1451 (in Russian with English abstract)].
- Исаев А. С., Хлебопрос П. Г., Недорезов Л. В., Кондаков Ю. П., Киселев В. В. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 223 с. [Isaev A. S., Khlebopros R. G., Nedorezov L. V., Kondakov Yu. P., Kiselev V. V. Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh (Dynamics of the number of forest insects). Novosibirsk: Nauka, Sib. otd-nie (Sci., Sib. Br.), 1984. 223 p. (in Russian)].
- Исаев А. С., Хлебопрос П. Г., Кондаков Ю. П., Недорезов Л. В., Киселев В. В., Суховольский В. Г. Популяционная динамика лесных насекомых М.: Наука, 2001. 374 с. [Isaev A. S., Khlebopros R. G., Kondakov Yu. P., Nedorezov L. V., Kiselev V. V., Sukhovolsky V. G. Populyatsionnaya dinamika lesnykh nasekomykh (Population dynamics of forest insects). Moscow: Nauka (Science), 2001. 374 p. (in Russian)].
- Кириченко Н. И., Баранчиков Ю. Н. Пригодность хвойных кормовых растений для питания и роста гусениц двух популяций сибирского шелкопряда // Экология. 2007. № 3. С. 216–221 [Kirichenko N. I., Baranchikov Yu. N. Prigodnost khvoyn kormovykh rasteniy dlya pitaniya i rosta gusenits dvukh populyatsiy sibirskogo shelkopyrada (Appropriateness of needles of different conifer species for the feeding and growth of larvae from two populations of the Siberian moth) // Ekologiya (Ecology). 2007. N. 3. P. 216–221 (in Russian with English abstract)].
- Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов Н. С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастом вещества и его применение к одной биологической проблеме // Бюл. МГУ. 1937. Сер. А. Матем.

- и механ. Т. 16. С. 1–16 [Kolmogorov A. N., Petrovskiy I. G., Piskunov N. S. Issledovanie uravneniya diffuzii, soedinennoy s vzrastaniem veshchestva i ego primeneniye k odnoy biologicheskoy probleme (Investigation of the diffusion equation combined with an increase in matter and its application to a biological problem) // Byul. MGU. Ser. A. Matematika i mekhanika (Bul. Moscow St. Univ. Ser. A. Mathem. & Mechan.). 1937. V. 16. P. 1–16 (in Russian)].
- Колтунов Е. В., Ердаков Л. Н. Особенности цикличности многолетней динамики вспышек массового размножения различных географических популяций сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.) в Сибири // Соврем. пробл. науки и образования. 2013. № 6. С. 1–8 [Koltunov E. V., Erdakov L. N. Osobennosti tsiklichnosti mnogoletney dinamiki vspyshek massovogo razmnzheniya razlichnykh geograficheskikh populyatsiy sibirskogo shelkopryada (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.) v Sibiri (The features of Siberian moth (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.) of different geographical populations outbreaks of a multi-year cyclical dynamics in the Siberia) // Sovrem. probl. nauki i obrazovaniya (Modern Probl. Sci. & Educ.). 2013. N. 6. P. 1–8 (in Russian with English abstract)].
- Кондаков Ю. П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 206–265 [Kondakov Yu. P. Zakonomernosti massovykh razmnzheniy sibirskogo shelkopryada (Regularities of mass reproduction of the Siberian silkworm) // Ekologiya populyatsiy lesnykh zhyvotnykh Sibiri (Ecology of populations of forest animals in Siberia). Novosibirsk: Nauka, Sib. otd-nie (Sci., Sib. Br.), 1974. P. 206–265 (in Russian)].
- Лу Н. Г., Захариassen К. Е. Водный баланс и стратегия адаптации насекомых Центральной Якутии к экстремальным климатическим условиям // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 5. С. 596–601 [Li N. G., Zachariassen K. E. Vodny balans i strategiya adaptatsii nasekomykh Tsentral'noy Yakutii k ekstremal'nym klimaticheskim usloviyam (Water balance and adaptation strategy in insects of Central Yakutia to extreme climatic conditions) // Izv. RAN. Ser. Biol. (Proc. Rus. Acad. Sci. Ser. Biol.). 2006. N. 5. P. 596–601 (in Russian with English abstract)].
- Михайлов Ю. З., Сумина Н. Ю. Сибирский шелкопряд *Dendrolimus superans* (Butler, 1877) и борьба с ним в Иркутской области // Байкал. зоол. журн. 2012. № 3 (11). С. 25–29 [Mikhaylov Yu. Z., Sumina N. Yu. Sibirskiy shelkopryad *Dendrolimus superans* (Butler, 1877) i borba s nim v Irkutskoy oblasti (Siberian moth *Dendrolimus superans* (Butler, 1877) and control of it in Irkutsk Region) // Baykal. zool. zhurn. (Baikal Zool. J.). 2012. N. 3 (11). P. 25–29 (in Russian with English abstract)].
- Никитина Ю. В. Разработка точечной модели популяции сибирского шелкопряда. Новосибирск: Интерэкспо Гео-Сибирь. 2006. Т. 3. № 1. С. 156–161 [Nikitina Yu. V. Razrabotka tochechnoy modeli populyatsii sibirskogo shelkopryada (Development of a point model of the Siberian silkworm population). Novosibirsk: Interekspos Geo-Sibir. 2006. V. 3. N. 1. P. 156–161 (in Russian)].
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с. [Pesenko Yu. A. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh (Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies). Moscow: Nauka (Science), 1982. 287 p. (in Russian)].
- Свиричев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 368 с. [Svirezhev Yu. M. Nelineynye volny dissipativnye struktury i katastrofy v ekologii (Nonlinear waves, dissipative structures and catastrophes in ecology). Moscow: Nauka (Science), 1987. 368 p. (in Russian)].
- Суховольский В. Г., Исхаков Т. Р., Тарасова О. В. Оптимизационные модели межпопуляционных взаимодействий. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 161 с. [Sukhovolsky V. G., Iskhakov T. R., Tarasova O. V. Optimizatsionnye modeli mezhpopyulyatsionnykh vzaimodeystviy (Optimization models of interpopulation interactions). Novosibirsk: Nauka, Sib. otd-nie (Sci., Sib. Br.), 2008. 161 p. (in Russian)].
- Суховольский В. Г., Пальникова Е. Н., Тарасова О. В., Карлюк А. Ю. Модель вспышки массового размножения лесных насекомых как фазового перехода второго рода // ДАН. 2005. Т. 403. № 4. С. 551–553 [Sukhovolsky V. G., Palnikova E. N., Tarasova O. V., Karlyuk A. Yu. Model vspyshki massovogo razmnzheniya lesnykh nasekomykh kak fazovogo perekhoda vtorogo roda (The model of forest insect outbreak as second order phase transition) // DAN (Proc. Rus. Acad. Sci.). 2005. V. 403. N. 4. P. 551–553 (in Russian with English abstract)].
- Федотова Е. М., Им С. Т., Харук В. И. Анализ пространственной приуроченности очагов повреждения таежных лесов сибирским шелкопрядом по данным мелкомасштабного дистанционного зондирования // Гео-Сибирь. 2007. Т. 2. № 2. С. 206–210 [Fedotova E. M., Im S. T., Kharuk V. I. Analiz prostranstvennoy priurochennosti ochagov povrezhdeniya taezhnykh lesov sibirskogo shelkopryadom po dannym melkomasshtabnogo distantsionnogo zondirovaniya (Analysis of the spatial confinement of foci of damage to taiga forests by Siberian silkworms according to small-scale remote sensing data) // Geo-Sibir. 2007. V. 2. N. 2. P. 206–210 (in Russian with English abstract)].
- Чикидов И. И. Роль климатических факторов в развитии очагов массового размножения сибирского шелкопряда в Центральной Якутии в 1998–2001 гг. // Вестн. Якут. гос. ун-та. 2009. Т. 6. № 3. С. 8–12 [Chikidov I. I. Rol klimaticheskikh faktorov v razvitiy ochagov massovogo razmnzheniya sibirskogo shelkopryada v Tsentralnoy Yakutii v 1998–2001 gg. (The role of climatic factors in mass reproduction of Siberian silkworm in Central Yakutia in 1998–2001) // Vestn. Yakut. Gos. un-ta (Bull. Yakut. St. Univ.). 2009. V. 6. N. 3. P. 8–12 (in Russian with English abstract)].
- Шредер М. Фракталы, хаос, степенные законы. Миниатюры из бесконечного рая. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001. 528 с. [Shreder M. Fraktaly, khaos, stepennye zakony. Miniatyury iz beskonechnogo raya (Fractals, chaos, power laws. Miniatures from endless paradise). Izhevsk: NITs «Regulyarnaya i khaoticheskaya dinamika» (Regular and chaotic dynamics), 2001. 528 p. (in Russian)].

- Эбелинг В. Образование структур при необратимых процессах. Введение в теорию диссипативных структур. М., Ижевск: ИКИ, 2004. 255 с. [Ebeling V. *Obrazovanie struktur pri neobratimyykh protsessakh. Vvedenie v teoriyu dissipativnykh struktur (Formation of structures in irreversible processes. Introduction to the theory of dissipative structures)*. Moscow, Izhevsk: IKI, 2004. 255 p. (in Russian)].
- Эпова В. И. Конспект фауны хвоегрызущих насекомых Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. изд. фирма РАН, 1999. 96 с. [Epova V. I. *Konspekt fauny khvoegryzushchikh nasekomykh Baykalskoy Sibiri (Abstract of the fauna of needle-gnawing insects of Baikal Siberia)*. Novosibirsk: Nauka. Sib. izd. firma RAN (Sci., Sib. Publ. Comp. Rus. Acad. Sci.), 1999. 96 p. (in Russian)].
- Юрченко Г. И., Турова Г. И. Сибирский и белополосый шелкопряды на Дальнем Востоке (пособие по мониторингу). Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2007. 98 с. [Yurchenko G. I., Turova G. I. *Sibirskiy i belopolosy shelkopryady na Dalnem Vostoke (posobie po monitoringu) (Siberian and white-striped silkworms in the Far East (monitoring manual))*. Khabarovsk: DalNIILKH (Far East For. Res. Inst.), 2007. 98 p. (in Russian)].
- Isaev A. S., Soukhovolsky V. G., Tarasova O. V., Palnikova E. N., Kovalev A. V. Forest insect population dynamics, outbreaks and global warming effects. New York: Wiley, 2017. 304 p.
- Kirichenko N. I., Baranchikov Y. N. Appropriateness of needles of different conifer species for the feeding and growth of larvae from two populations of the Siberian moth // *Rus. J. Ecol.* 2007. V. 38. N. 3. P. 198–203 (Original Rus. Text © N. I. Kirichenko, Yu. N. Baranchikov, 2007, publ. in *Ekologiya*. 2007. V. 38. N. 3. P. 216–221).
- Li N. G., Zachariassen K. E. Water balance and adaptation strategy in insects of Central Yakutia to extreme climatic conditions // *Biol. Bull.* 2006. V. 33. N. 5. P. 483–487 (Original Rus. Text © N. G. Li, K. E. Zachariassen, 2006, publ. in *Izv. Akad. nauk. Ser. Biol.* 2006. N. 5. P. 596–601).
- Liebholt A. M., Simons E. E., Sior A., Unger J. D. Forecasting defoliation caused by the gypsy moth from field measurements // *Environ. Entomol.* 1993. V. 22. N. 1. P. 26–32.
- Sharov A. A., Roberts E. A., Liebhold A. M., Ravlin R. W. Gypsy moth (*Lepidoptera: Lymantriidae*) spread in the central Appalachians: three methods for species boundary estimation // *Environ. Entomol.* 1995. V. 24. N. 6. P. 1529–1538.
- Soukhovolsky V. G., Pal'nikova E. N., Tarasova O. V., Karlyuk A. Yu. A Model of forest insect outbreak as a second order phase transition // *Dokl. Biochem. Biophys.* 2005. V. 403. N. 1–6. P. 297–299 (Original Rus. Text © V. G. Soukhovolsky, E. N. Pal'nikova, O. V. Tarasova, A. Yu. Karlyuk, 2005, publ. in *Dokl. Akad. Nauk.* 2005. V. 403. N. 4. P. 551–553).

PLACEMENT OF SIBERIAN SILKWORM INDIVIDUALS WITHIN THE OUTBREAK OF MASS REPRODUCTION

Yu. D. Ivanova¹, A. V. Kovalev²

¹ *Institute of Biophysics, Russian Academy of Science, Siberian Branch
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

² *Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: lulja@yandex.ru, sunhi.prime@gmail.com

Regularities of micro and macro-spatial distribution of individuals of Siberian silkworm populations during an outbreak of mass reproduction are considered. When studying the spatial distribution of the Siberian silkworm, a model of the distribution of individuals of the Siberian silkworm among fodder trees on sample plots was considered and the shape of areas damaged by the Siberian silkworm was studied. Additionally, a model of long-term spatial dynamics of insect pest's population centers is considered. To assess the micro-spatial distribution of individuals on the territory, the spatial dynamics of the distribution of Siberian silkworm caterpillars on trees at different stages of the pest population gradation are considered. To describe the distribution of insects over trees on test plots, a model is proposed – an analogue of the model of phase transitions of the second kind in physical systems. To describe the “movement” of the boundaries of the center of mass reproduction of insect pests, the model of “viscous fingers” is considered and the fractal characteristics of the boundaries of the centers are calculated. By assessing the fractal dimension of the outbreak boundary, it is possible to calculate the ratio of the population density and the time of development of the forage object, and from the fractal dimension of the boundary between the outbreak and the undamaged forest, it is possible to estimate the nature of the further development of the outbreak. Also, based on a single measurement of the structure of the focus boundaries, one can try to estimate the fractal dimension of the focus and the risk of its further development. The considered models were verified according to the observations of various authors. When constructing and verifying the models, we used the data of the counts of the Siberian silkworm population and the population of trees in the foci of its mass reproduction, and remote data on the areas and shape of the foci. Using the proposed models, it is possible to estimate the critical characteristics of the population density and the shape of the foci of mass reproduction of pests at different phases of population gradation based on the data of counts and remote observations.

Keywords: *insects, mass reproduction, fractal dimension, second-order phase transition model.*

How to cite: *Ivanova Yu. D., Kovalev A. V. Placement of Siberian silkworm individuals within the outbreak of mass reproduction // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2021. N. 5. P. 37–48 (in Russian with English abstract and references).*